

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ  
КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА

---

На правах рукописи

Топчиева Людмила Владимировна

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ  
НА ДЕЙСТВИЕ ВЫСОКИХ ЗАКАЛИВАЮЩИХ  
И ПОВРЕЖДАЮЩИХ ТЕМПЕРАТУР

03.00.12 - Физиология растений

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Петрозаводск - 1994 г.

146518K

Работа выполнена в лаборатории стресс-физиологии растений Института биологии Карельского научного центра РАН

Научный руководитель:

доктор биологических наук,  
профессор А.Ф. Титов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,  
профессор Г.В. Удовенко

кандидат биологических наук  
Синькевич Н.П.

Ведущая организация: Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 22 декабря 1994 года в 14 часов 15 мин на заседании специализированного совета К 200.07.01 по присуждению ученой степени кандидата биологических наук при Институте биологии Карельского научного центра РАН по адресу: 185610, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Карельского научного центра РАН.

Автореферат разослан "21" ноября 1994 года.

Ученый секретарь  
специализированного совета  
кандидат биологических наук

*Акимова* Т.В. АКИМОВА

146518K



## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучению механизмов защитно-приспособительных реакций растений на действие неблагоприятных температур посвящены многочисленные исследования (Туманов, 1979; Levitt, 1980; Альтергот, 1981; Генкель, 1982; Петровская-Баранова, 1983; Дроздов и др., 1984; Александров, 1985; Nover et al., 1989). Однако несмотря на это, многие аспекты данной проблемы остаются пока не до конца выясненными. В частности, до сих пор окончательно не решен вопрос о наличии общности (неспецифичности) и различий (специфичности) в ответе растений на действие неблагоприятных температур разной интенсивности. Одни авторы признают однотипный (неспецифический) характер реакции растений на действие закалывающей и повреждающей температур (Александров, 1975; Удовенко, 1979а, б; Альтергот, 1981) и считают, что повышение устойчивости клеток следует ожидать всякий раз, когда достигается необходимая степень их повреждения (Ломагин, 1985). Другие же, напротив, дифференцируют эффекты закалывающих и повреждающих температур на устойчивость растений (Дроздов и др., 1984; Титов, 1989), предполагая, что в основе адаптации растений при закалывающих температурах и повышения устойчивости в ответ на непродолжительное действие повреждающих температур лежат разные механизмы (Титов и др., 1987б, 1988; Титов, 1989).

Цель и задачи исследований. Целью настоящей работы явилось сравнительное изучение реакции растений на действие высоких закалывающих и повреждающих температур, а также механизмов, лежащих в ее основе.

При проведении исследований были поставлены следующие задачи:

- установить основные закономерности варьирования устойчивости растений в период действия и в последствии высоких повреждающих температур разной интенсивности и сопоставить их с таковыми для закалывающих температур;

- изучить влияние веществ, подавляющих (ингибиторы белкового синтеза) и стимулирующих (цитокинин) биосинтез белка в клетках, на формирование теплоустойчивости при действии на растения высоких повреждающих температур;

- провести сравнительный анализ компонентного состава растворимых белков листьев растений, подвергнутых действию высоких закаливающих и повреждающих температур;

- исследовать роль абсцизовой кислоты (АБК) в реакции растений на действие высоких закаливающих и повреждающих температур.

Научная новизна работы. В результате исследований установлены различия в динамике теплоустойчивости растений в период действия и в последствии высоких закаливающих и повреждающих температур. Обнаружена неодинаковая зависимость процесса повышения устойчивости при указанных температурах от активности белоксинтезирующей системы: при закаливающих температурах ингибиторы синтеза РНК и белка препятствуют повышению теплоустойчивости клеток, тогда как при повреждающих - не влияют на ее рост. Выявлено, что эффект экзогенного цитокинина, стимулирующего синтез белка, на теплоустойчивость растений также зависит от вида теплового воздействия (закаливающее или повреждающее): предобработка гормоном повышает адаптивные возможности растений при тепловом закаливании и, напротив, снижает их в условиях высоких повреждающих температур.

Показано, что процесс повышения устойчивости растений под влиянием как закаливающих, так и повреждающих температур сопровождается в начальный период их действия существенным увеличением в тканях листьев содержания свободной АБК.

Практическая значимость работы. Полученные экспериментальные результаты дополняют современные представления о механизмах, лежащих в основе повышения устойчивости растений при различных видах теплового воздействия (закаливающее или повреждающее), о вкладе общих (неспецифических) и специфических реакций в ответ растений на высокие температуры. Эта информация, а также данные об устойчивости отдельных видов растений к повреждающим температурам разной интенсивности могут найти применение в селекционно-генетических исследованиях, направленных на повышение устойчивости растений и разработку методов ее диагностики. Основные положения работы могут быть использованы при чтении спецкурсов по физиологии устойчивости растений.

Работа выполнена по плану НИР Института биологии Ка-

рельского научного центра РАН (И государственной регистрации 01.9.10022161).

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на республиканской конференции молодых ученых, специалистов и студентов (Петрозаводск, 1990), на молодежной конференции ботаников стран СНГ (Апатиты, 1993), на лабораторных семинарах Института биологии КНЦ РАН (Петрозаводск, 1990; 1991; 1992; 1993).

Публикация результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 8 научных работ, включая 3 статьи.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения, списка литературы. Работа изложена на 152 страницах, содержит 2 таблицы и 24 рисунка. Список цитируемой литературы включает 304 наименований, в том числе 161 на иностранных языках.

#### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на теплолюбивых - огурце с. Алма-Атинский 1, томате с. Московский осенний 3405 и холодостойких - озимой пшенице с. Мироновская 808, ячмене с. Отра видах растений. В опытах использовали 7-дневные проростки, выращенные в рулонах фильтровальной бумаги на модифицированном питательном растворе Кнопа (рН 6,2-6,4) в факторостатных условиях (температура воздуха 22-25°, его относительная влажность 60-70%, освещенность около 10 клк и 14-часовой фотопериод). В зависимости от задач эксперимента растения подвергали действию температур от 38 до 54° в течение 0,25 - 24 ч, сохраняя неизменными прочие условия.

В опытах использовали ингибиторы синтеза РНК - актиномицин Д (АКТ) и белка - циклогексимид (ЦГ), а также фитогормоны - цитокинин (6-бензиламинопурин, БАП) и абсцизовую кислоту (АБК). Проростки переносили на растворы ингибитора или гормона за 24 ч до высокотемпературного воздействия.

Тепло- и холодоустойчивость оценивали по реакции клеток высечек из листьев на 5-минутный прогрев в водном термостате (Александров, 1963) и 5-минутное промораживание в термоэлектрическом микрохолодильнике (Дроздов и др., 1976). Критерием устойчивости служила температура гибели 50% паренхимных кле-

ток листа (ЛТ<sub>50</sub>), определяемая по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Растворимые (цитоплазматические) белки экстрагировали из листьев при 4°, используя 0,01 М трис-глициноый буфер, содержащий 1 мМ PMSF. Содержание белков определяли после их осаждения на нитроцеллюлозных фильтрах (Schaffner, Weissman, 1973). Белки концентрировали 5 объемами холодного ацетона и центрифугировали 10 мин при 3200 об/мин. Осадок последовательно промывали 96% этанолом, смесью спирт:эфир (3:1, 1:3), эфиром, каждый раз центрифугируя при тех же условиях. Осадок, содержащий белки, растворяли при нагревании на водяной бане в течение 5 мин в буфере (0,0625 М трис-HCl, pH 6,8; 2,3% SDS; 5% β-меркаптоэтанол; 10-15% глицерин).

Электрофорез растворимых белков в присутствии додецилсульфата натрия (Laemmli, 1970) проводили в вертикальных пластинах градиентно разделяющегося ПААГ (5/12,5%). Белок в ячейки наносили в количестве 120 мкг.

При определении содержания эндогенной АБК листья проростков фиксировали в жидком азоте, гомогенизировали с добавлением 80% охлажденного этанола, и экстрагировали 16-18 ч на холоду. Спиртовой экстракт центрифугировали и упаривали до водного остатка, из которого после подкисления до pH 2,0-2,5 дважды экстрагировали АБК серным эфиром. Метилирование АБК осуществляли диазометаном. Эфирную фракцию упаривали до сухого остатка и растворяли в небольшом количестве этанола. Содержание АБК определяли с помощью твердофазного иммуноферментного метода (Кудоярова и др., 1986).

Повторность в пределах опыта при анализе устойчивости - 6-кратная, при определении эндогенного содержания АБК - 8-кратная. Каждый опыт проводили не менее 2-5 раз. Результаты всех экспериментов обработаны статистически (Доспахов, 1979).

# РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

## 1. Закономерности варьирования устойчивости растений в период действия и в последствии высоких повреждающих температур

Динамику тепло- и холодоустойчивости растений изучали при высоких закалывающих и повреждающих температурах, значения которых были выбраны на основании предыдущих исследований (Дроздов и др., 1984; Титов, 1989). Результаты опытов показали, что рост теплоустойчивости растений (огурец, томат, пшеница, ячмень) происходит как при высоких закалывающих, так и в начальный период действия повреждающих температур (рис. 1). Однако, если в условиях теплового закалывания (40°) сформированный высокий уровень устойчивости растений достаточно долго (сутки) сохранялся неизменным, то при повреждающих температурах рост теплоустойчивости проростков носил лишь кратковременный характер. При увеличении экспозиции при повреждающих температурах, устойчивость проростков, достигнув максимальных значений, в дальнейшем снижалась.

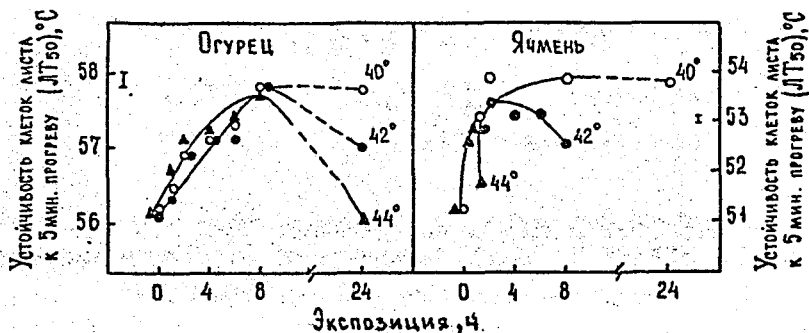


Рис.1. Динамика теплоустойчивости проростков огурца и ячменя при высоких закалывающей (40°) и повреждающих (42 и 44°) температурах

При возвращении проростков в оптимальные условия ( $23^{\circ}$ ) после кратковременного (0,5–3 ч) воздействия на них высокой повреждающей температуры наблюдалось снижение теплоустойчивости (рис. 2). Причем, этот процесс независимо от продолжительности высокотемпературной предобработки носил одинаковый характер: уменьшение теплоустойчивости происходило не сразу, а по истечении определенного периода времени (4–24 ч).

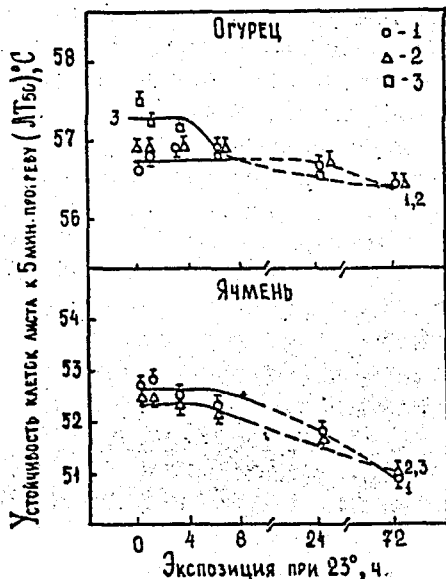


Рис. 2. Динамика теплоустойчивости проростков после действия высоких повреждающих температур

Экспозиция проростков огурца при  $48^{\circ}$ : 1 – 30 мин; 2 – 1 ч; 3 – 3 ч; экспозиция проростков ячменя при  $42^{\circ}$ : 1 – 30 мин; 2 – 1 ч; 3 – 2 ч. Исходный уровень устойчивости проростков огурца –  $55,9^{\circ}$ ; проростков ячменя –  $51,3^{\circ}$ .

Полученные в этих опытах результаты были сопоставлены с данными по динамике теплоустойчивости растений после действия высоких закалывающих температур, исследованной ранее (Акимов и др., 1992). Оказалось, что в отличие от ситуации с высокими повреждающими температурами, продолжительность воздействия закалывающей температуры существенно влияет на характер изменения теплоустойчивости растений после их переноса в обычные условия ( $23^{\circ}$ ). В частности, если воздействие закалывающей температурой было кратковременным, и проростки не успевали достигнуть максимально возможной для данной температуры ус-



тойчивости, то последняя продолжала увеличиваться и после изменения закаливающей температуры на физиологически нормальную ( $23^{\circ}$ ).

Таким образом, результаты наших экспериментов свидетельствуют о существовании определенных различий в динамике теплоустойчивости растений как при действии, так и в последствии высоких закаливающих и повреждающих температур. Кроме того, установлено, что реакция растений на указанные температуры отличается и по холодоустойчивости (рис. 3). В частности, тепловое закаливание ( $38^{\circ}$ ) проростков огурца в течение суток не вызывало существенных изменений в их холодоустойчивости, тогда как воздействие повреждающих температур ( $44$  и  $48^{\circ}$ ) приводило к ее снижению. Холодоустойчивость ячменя в условиях высокой закаливающей температуры постепенно увеличивалась, а при повреждающей ( $42^{\circ}$ ) — не изменялась.

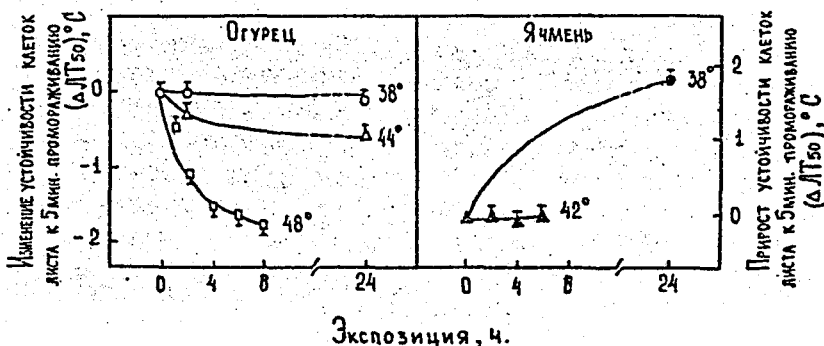


Рис. 3. Динамика холодоустойчивости проростков огурца и ячменя при высоких закаливающей ( $38^{\circ}$ ) и повреждающих ( $42$ ,  $44$ ,  $48^{\circ}$ ) температурах

Совокупность обнаруженных различий феноменологического характера в реакции растений на действие закаливающих и повреждающих температур позволила нам предположить существование различий и в механизмах, обеспечивающих рост теплоустойчивости в первом и во втором случаях.

Дополнительным доводом в пользу этого предположения стали результаты опытов с комбинированным воздействием высоких повреждающих и закалывающих температур. Было установлено, что при непродолжительном действии на проростки огурца и ячменя высокой повреждающей температуры ( $48^{\circ}$  х 3 ч и  $42^{\circ}$  х 2 ч, соответственно) их теплоустойчивость достигала максимально возможного для данных условий уровня (рис. 4). Однако, если в этот момент температуру воздуха изменяли с повреждающей на закалывающую, то теплоустойчивость проростков продолжала еще некоторое время увеличиваться, т.е. при последовательном действии на растения указанных температур их эффекты в отношении устойчивости частично суммировались. По всей вероятности, дополнительный прирост устойчивости растений, наблюдаемый в результате их переноса из условий повреждающей температуры в условия закалывающей, происходит за счет подключения других механизмов, функционирующих, вероятно, только при закалке.

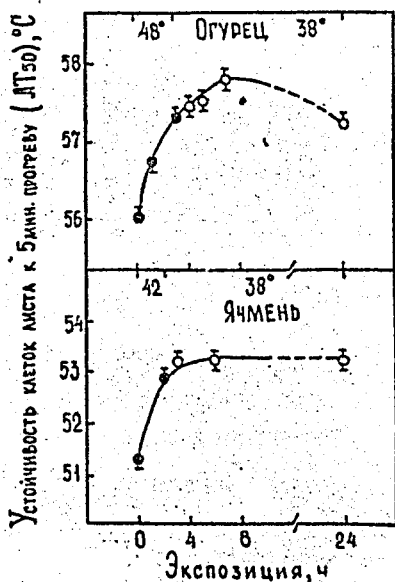


Рис. 4. Динамика теплоустойчивости проростков огурца и ячменя при комбинированном действии высоких повреждающей ( $48^{\circ}$ ,  $42^{\circ}$ ) и закалывающей ( $38^{\circ}$ ) температур

Момент изменения температуры указан стрелкой.

Учитывая литературные данные о том, что высокие закаливающие температуры индуцируют в клетках растений появления стрессовых (адаптивных) белков (Войников и др., 1984; Nover, 1984; Sachs, Ho, 1986), а высокие повреждающие температуры, напротив, ограничивают их образование (Altschuler, Mascarenhas, 1982; Nagaо, 1989; Hsieh et al., 1992), можно предположить, что основное отличие в механизмах повышения устойчивости при высоких закаливающих температурах и в начальный период действия повреждающих температур состоит в способности растений синтезировать стрессовые (адаптивные) белки в первом случае и ее отсутствие во втором.

## 2. Исследование роли белоксинтезирующей системы в механизмах реакции растений на действие высоких закаливающих и повреждающих температур

Для выяснения зависимости между процессом повышения устойчивости растений и активностью белоксинтезирующей системы при высоких закаливающих температурах и в начальный период действия высоких повреждающих температур мы использовали ингибиторный анализ, который в последние годы все шире применяется в экспериментах по температурному закаливанию растений (Дроздов и др., 1984; Титов, 1989). Установлено, что обработка проростков (огурец, пшеница, ячмень) ингибиторами транскрипции (АКТ) и трансляции на 80S рибосомах (ЦГ) в значительной степени препятствует повышению их устойчивости при закаливающих температурах (рис. 5). При высоких повреждающих температурах как АКТ, так и ЦГ не оказывали существенного влияния на устойчивость растений: теплоустойчивость проростков, предобработанных этими ингибиторами, была примерно такой же, как и у проростков контрольного варианта (без АКТ или ЦГ). Важно, что отмеченная нами закономерность сохранялась и в случае комбинированного действия высоких закаливающих и повреждающих температур на растения, предварительно обработанные ингибиторами белкового синтеза.

В отличие от ингибиторов, экзогенный цитокинин, который, как известно, активизирует в клетках биосинтез белка (Кулаева, 1978; Критенко, Титов, 1990), заметно повышал адаптивные возможности растений (огурец, ячмень) при высоких закаливаю-

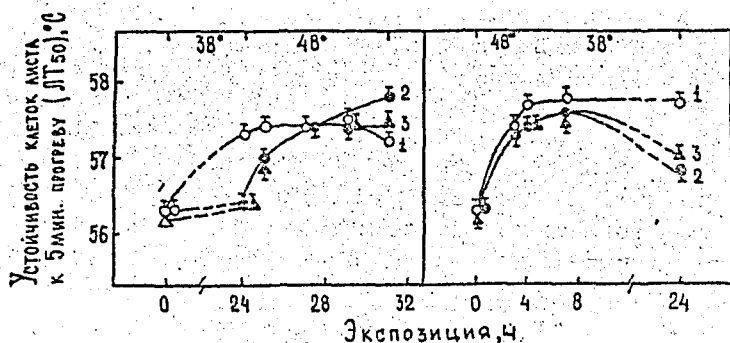


Рис. 5. Динамика теплоустойчивости проростков огурца при комбинированном действии высоких закалывающей (38°) и повреждающей (48°) температур в присутствии АКТ (2,5 мг/л) или ЦТ (0,8 мг/л)

1 - контроль (без ингибиторов); 2 - АКТ; 3 - ЦТ. Момент изменения температуры указан стрелкой.

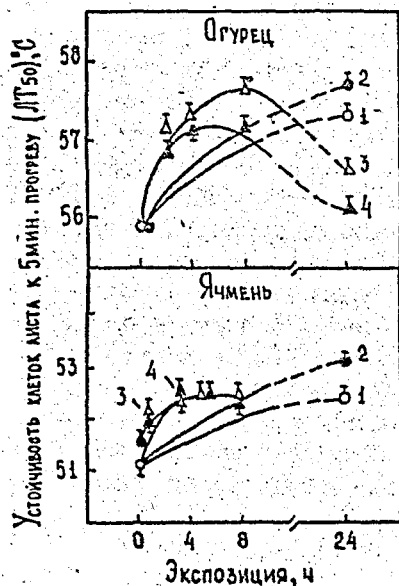


Рис. 6. Влияние БАП на теплоустойчивость проростков огурца и ячменя при высоких закалывающей (38°) и повреждающих (42, 44°) температурах

1 - закалка при 38° без БАП  
2 - закалка при 38° с БАП (1 мг/л)  
3 - воздействие температур 44° (огурец) и 42° (ячмень) без БАП  
4 - воздействие температур 44° (огурец) и 42° (ячмень) с БАП (1 мг/л).

дих температурах. Так, благодаря гормону, теплоустойчивость клеток листьев после суточного воздействия температур  $38^{\circ}$  была выше, чем у контрольных проростков (закалка без БАП) (рис. 6). При высоких повреждающих температурах БАП не только не стимулировал процесс повышения теплоустойчивости растений, а наоборот, усиливал повреждающее действие нагрева. В частности, прирост теплоустойчивости клеток листа по отношению к исходному уровню у проростков, обработанных перед температурным воздействием БАП, был ниже, чем у контрольных растений.

Таким образом, результаты опытов с применением ингибиторов белкового синтеза и экзогенного цитокинина показали существование различной зависимости между процессом повышения устойчивости растений и активностью транскрипционно-трансляционной системы клеток при высоких закалывающих температурах и в начальный период действия повреждающих температур.

О неодинаковом вкладе белоксинтезирующей системы в формирование повышенной устойчивости растений при указанных температурах также свидетельствуют результаты изучения полипептидного состава растворимых белков методом одномерного электрофореза с последующей денситометрией. Они показали, что тепловое закаливание растений (огурец, ячмень) сопровождалось усилением образования одних белков, подавлением — других и индукцией — новых, ранее отсутствующих полипептидов. Кроме того, установлено, что у ячменя в ходе теплового закаливания происходила замена одних индуцируемых белков на другие, причем первые из них синтезировались уже через 20 мин от начала теплового воздействия, а вторые — спустя несколько часов (табл.).

Анализ полипептидного состава белков листьев проростков, экспонированных при высоких повреждающих температурах, показал, что рост теплоустойчивости клеток, наблюдаемый в первые часы высокотемпературного воздействия, происходил без существенных качественных изменений в белковом спектре.

Таблица. Динамика компонентного состава растворимых белков листьев проростков ячменя при высокой закаливающей (38°) и повреждающей (42°) температурах

ММ белков, кД	23°	Экспозиция при 38°, ч				Экспозиция при 42°, ч				
		0,3	1	4	24	0,3	1	2	4	7
14,5	+	+	+	+	+	+	+	+++	+	+
17	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
18	+	+	+	+	+	+	+	-	+-	+-
21	-	+	++	-	-	+	-	-	-	-
25	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
27	+	+	++	+	+	++	+	+	+	+
33-34	+	+	++	++	+	++	++	+	+	+
40	+	+	++	++	+	++	++	+	+	+
71	+	+	+	++	+	++	+	+	+-	+
74	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
76	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
78	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
87	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание: - отсутствие белка; +, ++, +++ присутствие белка в разных количествах; +- снижение содержания белка; ММ - молекулярная масса, кД

Исходя из результатов, приведенных выше, можно полагать, что при закаливающих температурах рост устойчивости растений в значительной мере связан с новообразованием белков, и судя по литературным данным, стрессовых белков, тогда как при повреждающих температурах он не связан с ним или связан, но в очень слабой степени. По всей видимости, во втором случае в клетках используются альтернативные (возможно, неспецифические) пути увеличения устойчивости клеток к нагреву, не требующие изменения активности генома.

### 3. Исследование роли абсцизовой кислоты в механизмах реакции растений на действие высоких закаливающих и повреждающих температур

Из полученных нами и литературных данных следует, что основное различие в механизмах повышения устойчивости растений в условиях теплового закаливания и в начальный период действия высоких повреждающих температур основано на способности клеток синтезировать при этих температурах стрессовые белки. Вместе с тем, в опытах с комбинированным воздействием высоких повреждающих и закаливающих температур мы обнаружили

лишь частичное суммирование их эффектов в отношении теплоустойчивости проростков, что говорит о наличии как различных, так и общих элементов в реакциях, участвующих в развитии устойчивости клеток к прогреву в первом и во втором случаях. Мы предположили, что в качестве одного из связующих звеньев в данном случае может выступать гормональная система, а точнее, один из ее компонентов - АБК.

Изучение динамики содержания эндогенной АБК показало, что повышение теплоустойчивости проростков огурца и ячменя при действии на них закалывающих и повреждающих температур сопровождается значительными изменениями концентрации исследуемого гормона в тканях листьев (рис. 7). В частности, уровень свободной АБК резко увеличивался в первые часы теплового закалывания проростков огурца, а затем постепенно снижался до исходных значений. Повреждающие температуры также вызвали в начальный период рост содержания АБК в тканях листьев огурца. Однако с увеличением продолжительности воздействия уровень гормона, достигнув максимума, в дальнейшем не изменялся. В тканях листьев проростков ячменя концентрация АБК постепенно возрастала как в условиях закалывающей, так и повреждающей температур.

Следовательно, по характеру изменения уровня эндогенной АБК реакция растений в начальный период действия высокой закалывающей и повреждающей температур была сходной: в обоих случаях наблюдался быстрый рост количества свободной АБК.

С другой стороны, обработка растений АБК положительно влияла на их теплоустойчивость как при высоких закалывающих, так и повреждающих температурах (рис. 8). Во всех случаях уровень устойчивости клеток листа к прогреву у проростков, обработанных гормоном, значительно превышал таковой у контрольных растений (без АБК). Следовательно, экзогенная АБК способствует дополнительному приросту теплоустойчивости проростков и при закалывающих температурах, индуцирующих образование стрессовых белков, и при повреждающих температурах, которые не вызывают существенных изменений в полипептидном составе белков. Учитывая это, представляется весьма вероятным, что защитный эффект гормона проявляется в обоих случаях не через индукцию или стимулирование синтеза стрессовых белков,

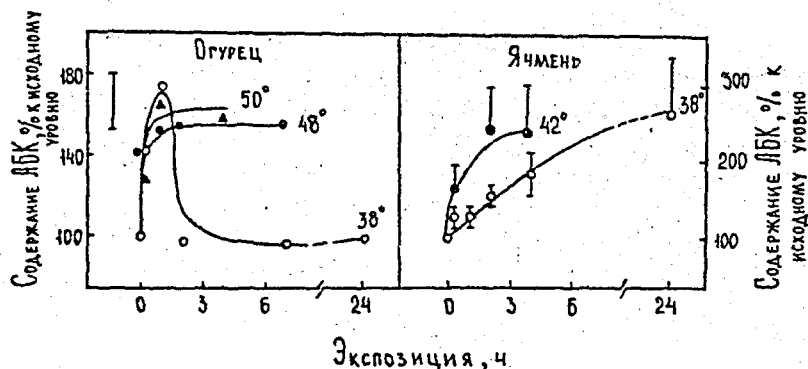


Рис. 7. Динамика содержания АБК в листьях проростков огурца и ячменя при действии высоких закалывающей (38°) и повреждающих (42, 48, 50°) температур

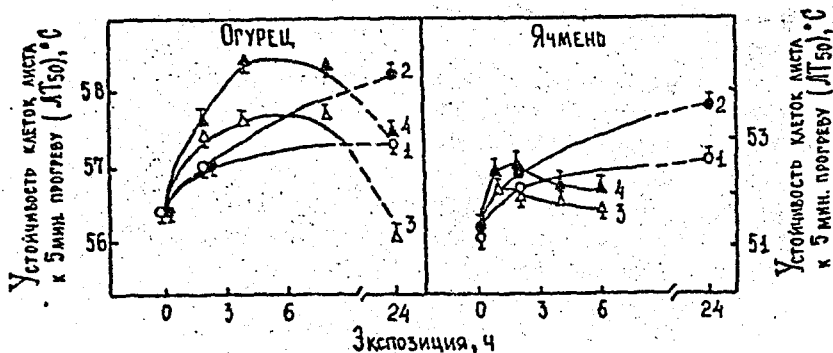


Рис. 8. Влияние АБК на теплоустойчивость проростков огурца и ячменя при закалывающей и повреждающей температурах

- 1 - закалка при 38° без АБК
- 2 - закалка при 38° с АБК ( $10^{-4}$  М)
- 3 - воздействие температур 44° (огурец) и 42° (ячмень) без АБК
- 4 - воздействие температур 44° (огурец) и 42° (ячмень) с АБК ( $10^{-4}$  М).



а главным образом, благодаря повышению общей (неспецифической) устойчивости растений, т.е. через физиологические механизмы, не требующие изменения активности генома.

Таким образом, наряду с явными отличиями в реакции растений на действие высоких закалывающих и повреждающих температур имеются и элементы общего (неспецифического) реагирования, которые проявляются, в частности, в том, что в тканях листьев в начальный период происходит интенсивное накопление свободной АБК.

### ВЫВОДЫ

1. Увеличение теплоустойчивости растений (огурец, томат, пшеница, ячмень) может происходить не только под влиянием высоких закалывающих, но и повреждающих температур. Однако во втором случае этот процесс имеет кратковременный характер: повышение теплоустойчивости в начальный период действия повреждающих температур сменяется в дальнейшем ее снижением.

2. Эффекты высоких закалывающих и повреждающих температур в отношении теплоустойчивости растений (огурец, ячмень) отличаются не только в период действия, но и в последствии. Кроме того, отмечено, что высокие закалывающие и повреждающие температуры оказывают разное влияние на холодоустойчивость изученных растений.

3. Последовательное действие на растения (огурец, ячмень) повреждающих и закалывающих температур приводит к частичному суммированию их эффектов в отношении теплоустойчивости.

4. Подавление биосинтеза белка с помощью специфических ингибиторов синтеза РНК (АКТ) и белка (Ш') препятствует увеличению теплоустойчивости растений (огурец, пшеница, ячмень) в условиях закалывающей температуры и не влияет на этот процесс при действии повреждающих температур.

5. Стимуляция биосинтеза белка с помощью экзогенного цитокинина (БАП) положительно отражается на процессе повышения устойчивости растений (огурец, ячмень) при закалывающих температурах и отрицательно - в случае действия повреждающих температур.

6. При высоких закалывающих температурах рост устойчивости растений (огурец, ячмень) сопровождается синтезом в листьях новых полипептидов, в то время как увеличение устойчивости в начальный период действия высоких повреждающих температур происходит без существенных качественных изменений в спектре синтезируемых белков.

7. Под влиянием высоких закалывающих и повреждающих температур в листьях растений (огурец, ячмень) происходит резкое увеличение содержания свободной АБК, особенно выраженное в начальный период действия неблагоприятной температуры. С другой стороны, предобработка растений экзогенной АБК положительно влияет на их теплоустойчивость независимо от интенсивности действующей температуры (закалывающая или повреждающая). Полученные результаты указывают на активное участие данного гормона в защитных реакциях растений, испытывающих воздействие неблагоприятных температур разной интенсивности.

8. Совокупность полученных экспериментальных данных позволяет сделать вывод о наличии существенных различий в механизмах повышения теплоустойчивости при действии на растения высоких закалывающих и повреждающих температур. На наш взгляд, увеличение устойчивости в первом случае контролируется главным образом через механизм индуцированного синтеза стрессовых белков, тогда как во втором — не связано с ним. Судя по всему, основной вклад в развитие теплоустойчивости при повреждающих температурах вносят различные неспецифические реакции физиологического характера, и в частности, восстановление в тканях растений содержания свободной АБК.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Топчиева Л.В., Акимова Т.В., Титов А.Ф. Динамика теплоустойчивости растений при высоких повреждающих температурах // Тез. докл. Республиканской конф. молодых ученых, специалистов и студентов "Актуальные проблемы биологии и рациональное природопользование". Петрозаводск, 1990. С. 104-105.

2. Акимова Т.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. Изучение динамики теплоустойчивости растений при высоких повреждающих температурах и в их последствии // Влияние внешних факторов на устойчивость, рост и развитие растений. Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 1992. С. 6-14.

3. Топчиева Л.В., Титов А.Ф., Акимова Т.В. Эффекты комбинированного действия высоких закалывающих и повреждающих температур на устойчивость растений // Биологические исследования растений и животных систем. Петрозаводск: Изд-во

КНЦ РАН, 1992. С. 24-31.

4. Топчиева Л.В. О механизмах повышения устойчивости растений при закалывающих и повреждающих температурах // Тез. докл. мол. конф. ботаников стран СНГ "Актуальные проблемы ботаники". Апатиты, 1993. С. 93-94.

5. Топчиева Л.В. Динамика содержания эндогенных АБК и ИУК в листьях проростков огурца при действии высоких закалывающих и повреждающих температур // Там же. С. 94-95.

6. Акимова Т.В., Топчиева Л.В. Изучение механизмов увеличения устойчивости при высоких закалывающих и повреждающих температурах // Тез. докл. 3 съезда ВФФР. СПб., 1993. Вып. 5. С. 463.

7. Акимова Т.В., Топчиева Л.В., Таланова В.В., Титов А.Ф. Влияние высоких температур разной интенсивности на содержание фитогормонов в листьях ячменя и огурца // Тез. докл. 2-й конф. "Регуляторы роста и развитие растений". М., 1993. Ч. 1. С. 4.

8. Акимова Т.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. Сравнительное изучение реакции растений на действие высоких закалывающих и повреждающих температур // Физиология растений. 1994. Т. 41. Вып. 3. С. 381-385.

